

nalis, растущего на Филиппинах и Суматре, на листьях вечнозеленых растений: они достигают в длину 525 мкм.

По форме споры могут быть шарообразными, яйцевидными, веретеновидными, игловидными. Вытянутые в длину споры могут быть прямыми, согнутыми или спирально закрученными. Споры могут быть одноклеточными, двуклеточными, состоящими из многих клеток. Нередко встречаются муральные (разделенные и продольными, и поперечными перегородками) споры.

Освобождение аскоспор обычно активное, как и у большинства нелихенизированных грибов, и лишь у немногих пассивное.

У ряда видов имеются гимениальные водоросли: фотобионт попадает в закладывающиеся плодовые тела и размножается в них. Созревшие споры выбрасываются вместе с фотобионтом, используемым прорастающими спорами грибов для формирования слоевища лишайника.

Споры микобионта при благоприятных условиях порастают в гифы, которые, ветвясь и переплетаясь, развивают зачаточные слоевища — прототалломы. Для дальнейшего формирования лишайника необходим контакт прототаллома с соответствующими водорослями и подходящие экологические условия.

Экология лишайников. Лишайники в целом очень неприхотливы в отношении многих факторов внешней среды. Так, они обычно легко выносят длительное высушивание, замораживание или высокие температуры. Субстраты, на которых растут лишайники, часто бывают совершенно непригодными для обитания практически любых других живых организмов: например, кора деревьев, обнаженная древесина, почва, листья, кости животных и т.д. Они осваивают и искусственные субстраты: бетон, шифер, железо и т.д. Вместе с тем, растут лишайники очень медленно и часто вытесняются мхами или сосудистыми растениями. Благодаря таким особенностям роста, лишайники оказываются первопоселенцами тех мест, где не могут жить другие организмы, и в самом прямом смысле готовят почву для новых обитателей. Поселяясь, например, на голом камне, они частично разрушают его своими выделениями. На лишайниках оседает пыль; они сами постепенно отмирают и образуют перегной. Возникает первичная почва, на которой поселяются прежде всего мхи, которые вытесняют лишайники.

Очень важным лимитирующим фактором для лишайников является загрязнение окружающей среды. Некоторые виды очень чувствительны к любым загрязнителям даже в очень малых концентрациях (например, *Lobaria pulmonaria*), другие же, наоборот, относительно устойчивы, т.е. полеотолерантны, например *Hypogymnia physodes*. Известны также виды, более чувствительные к одним веществам и менее чувствительные к другим. При улучшении экологической обстановки происходит возобновление лишайников. Сначала появляются более полеотолерантные виды, потом более чувствительные к загрязнению.

Некоторые лишайники достаточно жестко привязаны к тому или иному определенному субстрату. Одни из них обитают на камнях, другие на почве, третьи на коре деревьев и т.д. Есть виды, которые встречаются исключительно на каком-либо определенном субстрате, другие менее «разборчивы» в этом плане. Как оказалось, отношение к субстрату может меняться. Так, вид *Vulpicida pinastri* (*Cetraria pinastri*), обитающий на севере России, до недавнего времени встречался почти исключительно на коре деревьев и лишь крайне редко на

камнях. В настоящее время этот лишайник на деревьях встречается все реже, а на камнях — все чаще.

Отмеченная ранее неприхотливость к местообитаниям не мешает, тем не менее, достаточно четко подразделить лишайники на ряд экологических групп. Разные авторы выделяют разное число таких групп, но в любом случае основные из них следующие.

Эпигейные лишайники обитают на почвах, бедных питательными веществами (песчаных, торфянистых и т. п.), малопригодных для развития других организмов, прежде всего высших растений. Огромные пространства тундр и лесотундр покрыты лишайниками. Это в основном *кустистые* формы. Преобладают здесь обычно виды секции *Cladinae* рода *Cladonia*, а также виды родов *Alectoria*, *Cetraria*, *Stereocaulon*. Ковер из кладоний характерен для сосновых лесов на бедных песчаных почвах («боров-беломошников»).

В лесах наряду с различными кустистыми лишайниками встречаются также (но не покрывают значительные площади) *листоватые* лишайники из родов *Peltigera*, *Nephroma* и др. Однако они чаще всего достаточно четко ассоциированы с мхами, развиваясь поверх них. Такие лишайники, видимо, правильнее трактовать как представляющие особую экологическую группу — **эпифитофитные** лишайники. Встречаются и накипные эпигейные лишайники. Так, на севере России нередко на почве, особенно утрамбованной (например, на тропках), можно встретить *Imadophila ericetorum*.

К эпигейным лишайникам относятся не только прикрепленные формы, но и так называемые *кочующие формы*, у которых связь с почвой практически отсутствует, так что они переносятся ветром наподобие «перекати-поле» (например, *Aspicilia esculenta*).

Эпигейные лишайники играют важную роль в процессе почвообразования. Поселяясь на почвах, бедных органическими веществами, они обогащают их своими выделениями, а также веществами, образующимися в результате разложения отмерших частей слоевищ. Эти же выделения влияют на видовой состав и обилие почвенных бактерий, актиномицетов, микроскопических грибов и водорослей, подавляют или стимулируют рост сосудистых растений, особенно на первых этапах их развития. В плотном покрове из лишайников могут «зависать» семена высших растений, в результате чего они не достигают почвенного слоя. Меняя форму в зависимости от влажности, лишайники способны выдергивать проростки растений из земли, от чего те гибнут.

Эпифитные лишайники обитают на коре стволов и ветвей деревьев и кустарников. Это могут быть *листоватые* и *накипные*, реже *кустистые* формы. Иногда различают *эпифлеоидные* лишайники, растущие на поверхности коры, и *гипофлеоидные*, слоевища которых произрастают под корой.

На гладкой коре многих древесных пород развивается *Graphis scripta* (см. рис. 146, А). Очень распространены листоватые эпифиты, например *Hypogymnia physodes* (см. рис. 146, Б), *Parmelia sulcata* или некоторые виды рода *Physcia* и близких родов. Из кустистых лишайников можно назвать эвернию сливовую, или «дубовый мох» (*Evernia prunastri*, см. рис. 161), некоторые виды рода *Ramalina*. Виды родов *Bryoria* и особенно *Usnea* часто в виде «бород» свисают вниз с ветвей — их иногда трактуют как особый морфологический тип *повислых лишайников*. Существует некоторая привязанность разных видов к определенным видам деревьев или кустарников и их частям: основанию, средней и верхней

части стволов, ветвям. Лишайники основания стволов (и соответственно пней) иногда рассматривают как отдельную экологическую группу, промежуточную между собственно эпифитами и эпигейными лишайниками.

В тропиках отмечали паразитизм микобионтов эпифитных лишайников на дереве, однако и там существенного вреда они не наносили. В районах умеренного климата такого явления не наблюдалось. Тем не менее эпифитные лишайники явно отрицательно влияют на заселяемое ими дерево или кустарник (форофит). Они затрудняют доступ воздуха к коре, способствуют накоплению влаги и являются приютом для насекомых и грибов, многие из которых разрушают древесину. На медленно растущем дереве лишайники обычно развиваются лучше, а чем лучше развивается лишайник, тем больше угнетается дерево, и в конечном итоге оно может погибнуть.

Таким образом, хорошо развитый на коре покров лишайников обычно свидетельствует об ослабленном жизненном состоянии дерева. Однако отсутствие на дереве лишайников не всегда свидетельствует о его хорошем состоянии: это может быть связано и с загрязнением воздуха, так как лишайники очень чувствительны к загрязнению окружающей среды.

Возможен переход эпифитных лишайников с коры на мелкие веточки, листья и хвою. Например, *Hypogymnia physodes*, развиваясь на ветвях ели, может переходить отчасти на хвою. В этом случае можно говорить о переходе к следующей экологической группе.

Эпифильные лишайники обитают на листьях вечнозеленых пород (в том числе хвое). Таких лишайников немного; обитают они, главным образом, в тропиках и субтропиках.

Как особая экологическая группа обычно рассматриваются **эпиксилльные лишайники**, обитающие на обработанной древесине или древесине мертвых деревьев или их частей, где отстала кора. В основном это те же виды, что и растущие в качестве эпифитов или как эпигейные, но в таких условиях внешний вид их может заметно отличаться: так, лопасти слоевищ у листоватых форм обычно уже, окраска более серая. К этой экологической группе относятся многочисленные виды накипных, листоватых и кустистых лишайников. Эпиксиллов, практически не встречающихся на других субстратах, мало. К их числу можно отнести, например, *Cladonia botrytes*.

Эпилитные лишайники обитают на каменистом субстрате: крупных скальных монолитах, отдельных валунах, щебне и т.д. Это в основном **накипные** и **листоватые** формы. Кустистые формы среди эпилитов встречаются редко. Накипные формы могут быть частично или полностью погруженными в мелкие трещинки в камне — это так называемые **эндолитные** формы. Среди эпилитов есть формы, обитающие на известняках, и формы, обитающие на силикатных породах.

На каменистом субстрате существует несколько форм конкурентных взаимоотношений между разными видами лишайников, а также между лишайниками и мхами. Так, может быть нарастание слоевищ одного вида лишайников на слоевища другого, прорыв слоевища лишайника слоевищем другого вида, остановка в росте обоих слоевищ или взаимное разрушение в месте контакта с образованием «нейтральной» зоны (аллелопатическое действие). Сходные взаимодействия существуют также между мхами и лишайниками.

Как уже упоминалось, лишайники-эпилиты принимают участие в биологическом выветривании горных пород и начальных стадиях почвообразования

на них. Гифы микобионта, проникая по мельчайшим трещинкам в субстрат, постепенно разрушают его. Этому процессу способствуют и лишайниковые кислоты, образующие различные комплексы с катионами горных пород. Наблюдается определенная закономерность в заселении лишайниками каменистой поверхности. Так, неровная поверхность, где скапливается влага, более пригодна для развития там листоватых и кустистых лишайников, а на гладкой поверхности обильнее накипные лишайники.

В отдельную группу можно выделить *лишайники техногенных субстратов*, развивающиеся на таких субстратах, как бетон, шифер, железо и т. д.

Есть *водные (амфибические) лишайники*, произрастающие в непосредственной близости от воды (в зоне брызг, приливов, прибоев и т. п.). Одно из приспособлений к жизни в этих условиях — защита органов размножения микобионта. Например, у *Dermatocarpon miniatum* они закладываются глубоко в слоевище.

Распространение и значение в природе. Арсалы разных видов лишайников могут быть от очень широких до очень узких. Известны виды, встречающиеся практически на всех континентах, и виды, встречающиеся на очень ограниченных территориях.

Очень большое значение лишайники имеют как пионеры растительности.

Лишайники тундр служат основным кормом северных оленей. Это, прежде всего, виды секции *Cladinae* рода *Cladonia*, но также виды *Alectoria* и некоторых других родов. Эти лишайники могут потребляться и другими животными, в том числе домашними: свиньями, коровами, овцами. Лишайниками питаются некоторые виды улиток и другие беспозвоночные.

Значение лишайников в жизни людей. Человек практически не использует в пищу лишайники, хотя в Японии готовят различные блюда из *Umbilicaria esculenta*, в пустынях Западной Азии употребляли в пищу *Aspicilia esculenta* («лишайниковую манну»), в Египте при выпечке хлеба для его ароматизации добавляли *Pseudeverina furfuracea*.

Хозяйственное использование лишайников очень ограничено из-за их медленного роста. Из них выделяли лекарственные вещества, красители, ароматические вещества, но в промышленном масштабе их получать невозможно. Большую хозяйственную роль играют только ягели в тундре, где ими питаются олени.

Ученые используют лишайники как показатели (индикаторы) загрязнения воздуха и для определения по размеру (а соответственно и возрасту) некоторых из них времени сооружения построек, где поселились лишайники, и времени, прошедшего в горах после последней каменной лавины или селя.

Система лишайников. Система лишайников строится на основании систематического положения их микобионтов. Фотобионт при классификации лишайников большой роли не играет. Издавна для классификации (как и для диагностики) лишайников использовали особенности их химического состава. В последнее время значение этих признаков резко возрастает.

Порядок гиалектовые — *Gyalectales*

К порядку гиалектовые относятся исключительно лишайники, нелихенизированных форм нет. Слоевища накипные. Фотобионты — зеленые водоросли из *рода Trentepohlia*.